

## LA TÉTRASPOROGENÈSE ET LE CYCLE DE DÉVELOPPEMENT DES PALMARIALES (RHODOPHYTA) : UNE NOUVELLE INTERPRÉTATION

Francis MAGNE\*

**RÉSUMÉ.** — Un examen des étapes de la tétrasporogénèse chez *Palmaria palmata* conduit à proposer pour cette espèce une nouvelle interprétation du cycle de développement : la génération issue du zygote serait un carposporophyte et non un tétrasporophyte comme on le pensait jusque-là. Les carposporocystes produits ne libèrent pas leur carpospore et celle-ci se développe in situ en un tétrasporophyte constitué seulement de deux cellules : un tétrasporocyste et sa cellule-pied. Le cycle du *Rhodophysemma elegans* diffère du précédent en ce que le carposporophyte est absent, le zygote se transformant en un carposporocyste dont le contenu produit, là encore, un tétrasporophyte bicellulaire.

Différentes implications de cette interprétation sont commentées : l'originalité du carposporophyte autotrophe, indépendant et semblable au gamétophyte de *Palmaria*; l'absence de carposporophyte chez *Rhodophysemma*; les appuis que l'ensemble des faits apporte aux hypothèses relatives à l'évolution du cycle de développement chez les Rhodophycées; l'aide, que l'on peut espérer de l'étude des parois en microscopie électronique, pour la compréhension de certains types de cycle.

**SUMMARY.** — Considering the pattern of tetrasporogenesis in *Palmaria palmata*, a new scheme for its life history is proposed : the generation formed by the development of the zygote is not a tetrasporophyte as what was previously thought, but a carposporophyte. In that view, what is usually considered a tetrasporocyst mother-cell is a carposporocyst producing no carpospore, but a two-celled parasitic tetrasporophyte composed of a tetrasporocyst and its foot-cell. Compared to this, life history of *Rhodophysemma elegans* is different; there is no carposporophyte, the zygote being transformed directly into a carposporocyst producing a two-celled tetrasporophyte.

Consequences of this new proposal are discussed.

The thallus of *Palmaria*, thus indirectly producing tetraspores, appears in that view as the first example of a fully developed carposporophyte, which is also morphologically and physiologically independent.

The existence of such a variability in carposporophyte development among the Palmariales would confirm FELDMANN's hypothesis assuming that life history of primitive Rhodophyta was composed of three similar free generations. Moreover it supports precedent MAGNE's proposals on the actual different types of life history which could have originated in such a primitive situation, each generation showing a tendency to morphological regression and parasitical adaptations shortening.

\* Laboratoire de Biologie végétale marine, 7 quai Saint-Bernard, 75252 Paris Cedex 05.

The two-celled and carposporocyst-included tetrasporophyte of *Palmaria* could be considered as the antepenultimate step of an evolutionary process that have ended in the carpo-tetrasporocysts of the *Liagora tetrasporifera*-type species in the Nematiales.

Ultrastructural observations on cell walls of these carpo-tetrasporocysts and of other cells similarly involved in reduced life cycles could provide, as in the tetrasporogenous apparatus of *Palmaria*, important and significative data. Consequences of this new proposal are discussed.

MOTS-CLÉS : tétrasporogénèse, cycle de développement, *Palmaria palmata*, Palmariales, Rhodophyceae.

L'intérêt porté actuellement aux Rhodophycées regroupées dans l'ordre des Palmariales est motivé essentiellement par les caractères de leur tétrasporogénèse et de leur cycle de développement, bien connus maintenant chez l'espèce-type *Palmaria palmata* (L.) O. Kuntze.

Leur tétrasporogénèse, étudiée chez cette espèce déjà par WESTBROOK (1928) puis à l'aide de la microscopie électronique par PUESCHEL (1979), se déroule à partir d'une cellule corticale du thalle. Celle-ci grossit et son contenu subit une division péricline; des deux cellules formées, la plus distale devient un tétrasporocyste et l'autre sa cellule-pied, susceptible de le régénérer après libération de ses tétraspores (Figure 1, 1 à 6). C'est l'existence de cette cellule-pied régénératrice qui a servi d'argument à GUIRY (1974) pour retirer cette espèce du genre *Rhodymenia* où, sous le nom de *Rhodymenia palmata* (L.) Grev., on la plaçait jusqu'alors, et pour en faire le type du genre *Palmaria* et de la famille des Palmariacées regroupant, outre ce genre, les genres *Halosaccion* Kützing, *Leptosarca* Gepp et Gepp et *Devaleraea* Guiry chez qui la tétrasporogénèse présente les mêmes caractères. Par la suite, a même été créé pour les accueillir, l'ordre des Palmariales (GUIRY in GUIRY et IRVINE, 1981).

Leur cycle de développement, jusque-là mystérieux, a été élucidé peu après par VAN DER MEER et TODD (1980), également chez *Palmaria palmata*. De cette espèce, on ne connaît dans la nature que des gamétophytes mâles et des individus morphologiquement semblables à eux et produisant des tétraspores. Or VAN DER MEER et TODD ont obtenu, à partir des tétraspores, des gamétophytes de deux sortes : des gamétophytes mâles identiques à ceux de la nature et des gamétophytes femelles sub-microscopiques, formés d'un simple disque pseudo-parenchymateux portant des carpogones insérés directement, c'est-à-dire sans l'intermédiaire d'un rameau carpogonial. Après fécondation, le zygote obtenu se développe rapidement en une fronde de grande taille qui recouvre et fait disparaître le gamétophyte femelle, produit des tétraspores et correspond au tétrasporophyte de la nature. Ce développement s'effectue apparemment sans que se forme aucun carposporophyte.

Ce dernier trait, ainsi que l'absence de rameau carpogonial, venant s'ajouter aux particularités de l'appareil sporogène, ont été retenus comme de bons caractères distinctifs des Palmariales, aptes à figurer dans la définition de cet ordre tandis que la découverte de caractères semblables chez d'autres représen-

rants : *Devaleraea ramentacea* (L.) Guiry (VAN DER MEER, 1981, sous le nom de *Halosaccion ramentaceum* (L.) J. Ag.), *Halosaccion americanum* I.K. Lee (MITMAN et PHINNEY, 1985) et d'autres espèces de *Palmaria* (HAWKES et SCAGEL, 1986), ne fait que renforcer cette position. Enfin, l'étude de l'ultra-structure de l'appareil synaptique a montré qu'il est, chez ces algues, d'un type constant et distinct de celui des Rhodyméniales auxquelles on les rapportait auparavant (PUESCHEL et COLE, 1982).

Il faut toutefois reconsidérer le déroulement de la tétrasporogénèse. Pour GUIRY (1974) et GUIRY et IRVINE (1981), les tétrasporocystes de *Palmaria* distinguent ce genre (et les Palmariales dans leur ensemble) des autres Rhodophycées parce qu'ils sont portés par une cellule-pied capable d'en assurer la régénération. Mais en fait on connaît déjà des Rhodophycées sans lien avec les Palmariales et qui présentent cependant elles aussi des sporocystes susceptibles de régénérer à partir de la cellule qui les porte, et même cette dernière peut être différenciée comme c'est le cas chez certains *Galaxaura* (SVEDELIUS, 1942) ainsi que chez *Acrochaetium polyidis* Rosenvinge (MAGNE et ABDEL RAHMAN, 1983). La présence d'une cellule-pied, serait-elle régénératrice, ne peut donc être retenue comme un caractère distinctif des Palmariales.

En vérité, ce qui fait l'originalité de l'appareil sporogène des Palmariales, c'est que l'ensemble tétrasporocyste + cellule-pied s'individualise au sein d'une cellule : PUESCHEL (1979) a bien montré que cette individualisation se fait aux dépens du contenu protoplasmique uniquement, et que la paroi de la cellule-mère n'est pas impliquée dans la genèse des parois des cellules-filles dont elle reste constamment distincte. HAWKES et SCAGEL (1986, p. 1150) ont noté cette particularité et montré qu'on ne doit pas confondre les cellules-pied «palmarioléennes» - qui sont, avec leur tétrasporocyste, enfermées dans la cavité de leur cellule-mère - et les cellules-pieds «acrochaetialéennes» qui au contraire ne sont pas incluses. Mais la remarque la plus importante à propos de cette paroi qui englobe tétrasporocyste et cellule-pied, est due à PUESCHEL (o. c.). Ce dernier a en effet mis en évidence, chez *Palmaria palmata*, qu'elle présente les mêmes caractères de réactivité que la surface (cuticule) du thalle, ce qui suffit pour distinguer la cellule qu'elle délimite de toutes les autres cellules qui l'entourent.

Cette remarque nous conduit à considérer que l'appareil sporogène, c'est-à-dire l'ensemble sporocyste + cellule-pied, entouré d'une paroi commune de nature cuticulaire, représente un thalle limité à deux cellules. Ce thalle, producteur de tétraspores, est un tétrasporophyte; il dérive d'une cellule originelle qui est une carpospore; celle-ci est produite par un carposporocyste dont la paroi squelettique subsiste à maturité et constitue la limite du thalle tétrasporophytique. Nous proposons donc, pour le cycle de développement de *Palmaria*, l'interprétation suivante :

Alors que le gamétophyte mâle atteint un développement normal, le gamétophyte femelle reste extrêmement petit; après fécondation, le zygote se développe en un carposporophyte d'abord parasite mais qui devient rapidement autotrophe et autonome et présente les mêmes caractères de taille, de forme et de structure

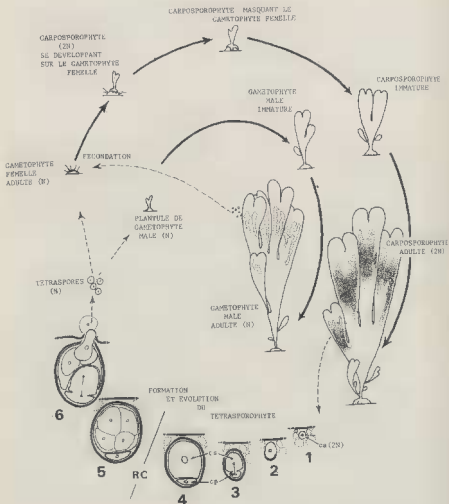


Figure 1. — Cycle de développement de *Palmaria palmata* (partiellement inspiré de VAN DER MEER et TODD, 1980).

1 - Formation d'un carposporocyste ca. 2 - La paroi du carposporocyste se modifie: elle devient de nature tétrasporophytique. 3 - Le contenu du carposporocyste (= carpospore) se divise pour donner un tétrasporocyste ts et une cellule pied cp. 4 - Tétrasporophyte constitué. 5 - Contenu du tétrasporocyste ayant formé 4 tétraspores après réduction chromatique RC. 6 - Libération des tétraspores et régénération (en cours) d'un nouveau tétrasporocyste à partir de la cellule-pied.

végétative que le gamétophyte mâle; les carpospores produites ne sont pas libérées; elles se développent dans les carposporocystes en formant chacune un très petit tétrasporophyte de deux cellules seulement dont l'une est un tétrasporocyste. Ainsi, chez *Palmaria* (et de même chez *Devaleraea* et *Halosaccion*) il existe bien un carposporophyte, contrairement à l'opinion généralement admise jusqu'ici, et celui-ci est représenté par le thalle que l'on considérerait jusque là comme le tétrasporophyte.

Aux quatre genres cités ci-dessus constituant à l'origine l'ordre des Palmariales, on a proposé à diverses occasions d'en adjoindre d'autres (voir HAWKES et SCAGEL, 1986, pour revue). Les espèces qui les représentent sont insuffisamment connues, à l'exception toutefois de *Rhodophysema elegans* (Crn. et Crn. ex J. Ag.) Dixon, dont De CEW et WEST (1982) ont fait connaître le cycle de développement. Selon ces auteurs, l'espèce est représentée dans la nature par des gamétophytes bisexués. Après fécondation, le zygote grossit, s'allonge en massue, puis son contenu se divise transversalement pour donner deux cellules superposées qui restent incluses dans la paroi de la cellule-mère. La cellule distale devient un tétrasporocyste et la cellule basale, la cellule-pied de celui-ci; cette dernière est en outre régénératrice comme chez *Palmaria*. L'appareil tétrasporogène est donc semblable à celui de *Palmaria palmata* et ce caractère, joint à celui que constitue l'absence de rameau carpogonial, a conduit les auteurs à proposer le transfert du genre *Rhodophysema*, de l'ordre des Cryptonémiales où la plupart l'ont jusqu'à présent rangé, dans celui des Palmariales. Bien que l'étude ultrastructurale de l'appareil synaptique de *Rhodophysema elegans* ait montré qu'il est du même type que celui de *Palmaria* (PUESCHEL et COLE, 1982), apportant ainsi un argument de plus au traitement systématique proposé par DeCEW et WEST, ce transfert fait encore l'objet de discussion (cf. HAWKES et SCAGEL, 1986, p. 1148). Le cycle de cette espèce diffère profondément de celui de *Palmaria* tel qu'il vient d'être interprété ici, en ce qu'un carposporophyte, qui d'ordinaire se forme à partir du zygote, n'apparaît pas ici. Le zygote se comporte alors comme un carposporocyste de *Palmaria*, son contenu (carpospore) se transformant en un tétrasporophyte constitué de deux cellules.

## DISCUSSION

L'interprétation proposée ici pour le cycle des Palmariales appelle de nombreux commentaires dont on ne retiendra que les plus importants.

Le cas de *Palmaria palmata* montre, outre un appareil tétrasporogène constitué de deux cellules et assimilé à un tétrasporophyte, un carposporophyte semblable à un gamétophyte. C'est le premier cas connu et, plus important, cela signifie qu'un carposporophyte peut être représenté par un thalle pleinement développé, autotrophe et indépendant; dès lors, l'hypothèse avancée par FELDMANN (1952) selon laquelle, chez les Rhodophycées primitives, les trois générations qui se succèdent dans le cycle ont dû être indépendantes et semblablement développées, devient tout à fait plausible.

Le cas du *Rhodophysema elegans* montre que, à l'opposé, le carposporophyte peut être absent. On rencontre donc, chez l'ensemble des espèces regroupées dans l'ordre des Palmariales, les deux termes extrêmes d'une série caractérisée par le degré de développement du carposporophyte, alors que dans les autres ordres de Rhodophycées on n'en connaît que des termes intermédiaires, le carposporophyte y étant partout constamment parasite et dans un état de développement toujours très restreint.

De tels termes intermédiaires existent cependant aussi chez des formes rapportées aux Palmariales, comme le *Coriophyllum expansum* Setchell et Gardner considéré comme tel par PUESCHEL et COLE (1982). Il existe en effet chez cette espèce, selon DeCEW (1983) qui l'a étudiée, des filaments intrusifs qui naissent du zygote et portent à terme des appareils sporogènes semblables à ceux de *Palmaria*. Il ne fait pas de doute que ces filaments doivent, dans l'hypothèse proposée ici, être interprétés comme un carposporophyte réduit et parasite.

Les différents degrés de développement du carposporophyte, à la fois chez les Palmariales et chez les autres Rhodophycées, ainsi que son état de vie libre chez *Palmaria* et de vie parasitaire chez les autres, peuvent se comprendre comme le résultat d'une évolution plus ou moins poussée à partir de formes primitives à carposporophyte indépendant et développé à l'égal des autres générations, telles que celles imaginées par FELDMANN et rappelées plus haut. Le mécanisme de cette évolution, évoqué déjà (MAGNE, 1972, 1982), aurait comporté la mise en œuvre de deux tendances pouvant frapper n'importe laquelle des générations, et en particulier le carposporophyte; l'une de ces tendances conduirait la génération considérée à s'implanter sur celle qui la précède dans le cycle, l'autre à subir une réduction plus ou moins poussée, l'intervention simultanée des deux n'étant pas à exclure. Une telle hypothèse semble mieux rendre compte de l'ensemble des faits que l'alternative, intéressante mais encore insuffisamment étayée, proposée tout récemment par GUIRY (1987).

Il est vraisemblable que l'état, à la fois minuscule et inclus, du tétrasporophyte des espèces rassemblées dans les Palmariales, est lui aussi l'aboutissement d'une évolution comparable à celle qu'a dû subir le carposporophyte, bien que les algues de cet ordre ne nous présentent actuellement qu'une seule des étapes de celle-ci et ne permettent pas sa reconstitution. Là encore, l'avenir nous réserve peut-être la découverte, chez certaines espèces mal connues, de stades intermédiaires. On peut supposer que cette évolution, qui a frappé l'appareil végétatif du tétrasporophyte, n'est pas terminée. Elle pourrait en effet se poursuivre par la suppression de la mitose que subit la carpospore. Si cette mitose venait à disparaître, la carpospore se transformerait directement en un tétrasporocyste occupant la cavité du carposporocyste; on serait alors parvenu au stade évolutif représenté par les Némaliales à carpotétraspores, dont les carpotétraspores peuvent être interprétés de cette façon (WEST, 1969; MAGNE, 1972).

On a vu plus haut le parti qu'il a été possible de tirer des excellentes électrographies de PUESCHEL (1979). Le texte correspondant permet une analyse

plus fine encore des préparatifs de la tétrasporogénèse. Il nous apprend en effet que, à leur début, les «sporangial initials» (pour nous, les carposporocystes) ne se distinguent pas des cellules environnantes; ceci ne saurait maintenant surprendre, puisque, dans le cadre de l'hypothèse soutenue ici, les unes et les autres sont de même nature (carposporophytique). Mais ensuite, elles grossissent, et surtout ceci s'accompagne chez elles d'un dépôt de substance pariétale beaucoup plus dense que la matrix intercellulaire adjacente; ce dernier phénomène semble pouvoir s'interpréter comme une première manifestation d'activité de la carpospore en train de constituer un tétrasporophyte. De toute façon, que l'on adopte ou non cette interprétation, il se dégage de ces particularités le fait que les parois squelettiques sont susceptibles de conserver des vestiges d'organes ou même de générations que l'évolution a fait disparaître. A plusieurs reprises déjà (1972, 1982), nous avons été amené à supposer qu'une seule cellule pouvait, à la suite d'une évolution régressive poussée, représenter une génération disparue; c'est ainsi qu'on peut reconnaître au carpotétrasporocyste des Némaliées de type *Liagora tetrasporifera* déjà cité en exemple ci-dessus, la signification, simultanément, d'un carposporocyste, de la carpospore qu'il contient, du tétrasporophyte que celle-ci aurait dû engendrer et enfin de l'unique tétrasporocyste produit par ce dernier. Chez les carpotétrasporocystes de ces Némaliées particulières, ainsi que chez le zygote en cours d'évolution du *Rhodophysema elegans*, du *Rhodochorton subimmersum* S. et G. (LEE et KUROI, 1978) et aussi des Phyllophoracées à tétrasporoblaste, il serait intéressant de rechercher, par les moyens de la microscopie électronique, s'il ne subsiste pas au niveau des parois cellulaires, comme chez l'appareil sporogène de *Palmaria*, des vestiges de ces générations disparues.

#### RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- DeCEW T.C., 1983 - *Culture studies in the Hildenbrandiales, Cryptonemiales, Gigartinales and Palmariales (Rhodophyta)*. Ph. D. Thesis, Berkeley (cité d'après GUIRY, 1987).
- DeCEW T.C. et WEST J.A., 1982 - A sexual life history in *Rhodophysema*: a re-interpretation. *Phycologia* 21 (1) : 67-74.
- FELDMANN J., 1952 - Les cycles de reproduction des algues et leurs rapports avec la phylogénie. *Rev. Cytol. Biol. Vég.* 13 : 1-39.
- GUIRY M.D., 1974 - A preliminary consideration of the taxonomic position of *Palmaria palmata* (L.) Stack. (= *Rhodymenia palmata* (L.) Grev.). *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 54 : 509-528.
- GUIRY M.D., 1987 - The evolution of life history types in the Rhodophyta: an appraisal. *Cryptogamie, Algologie* 8 (1) : 1-12.
- GUIRY M.D. et IRVINE D.E.G., 1981 - A critical reassessment of intraordinal classification in the Rhodymeniales. *Proc. Int. Seaweed Symp.* 8 : 106-111.
- HAWKES M.W. et SCAGEL R.F., 1986 - The marine algae of British Columbia and northern Washington: Rhodophyta, Rhodophyceae, Palmariales. *Canad. J. Bot.* 64 : 1148-1173.

- LEE Y.P. et KUROIJI M., 1978 — Sexual reproductive structures and postfertilization in *Rhodochorton subimmersum* S. et G. *Jap. J. Phycol.* 26 : 115-119.
- MAGNE F., 1972 — Le cycle des Rhodophycées et son évolution. *Bull. Soc. Bot. France, Mém.* 1972 : 247-268.
- MAGNE F., 1982 — On two new types of life history in the Rhodophyta. *Cryptogamie, Algologie* 3 (4) : 265-271.
- MAGNE F. et ABDEL RAHMAN M.H., 1983 — La nature exacte de l'*Acrochaetium polyidis* (Rhodophyceae, Acrochaetiales). *Cryptogamie, Algologie* 4 (1-2) : 21-35.
- MITMAN G.C. et PHINNEY H.K., 1985 — The development and reproductive morphology of *Halosaccion americanum* (Rhodophyta, Palmariales). *J. Phycol.* 21 (4) : 578-584.
- PUESCHEL C.M., 1979 — Ultrastructure of tetrasporogenesis in *Palmaria palmata* (Rhodophyta). *J. Phycol.* 15 : 409-424.
- PUESCHEL C.M. et COLE K.M., 1982 — Rhodophycean pit plugs : an ultrastructural survey with taxonomic implications. *Amer. J. Bot.* 69 (5) : 703-720.
- SVEDELIUS N., 1942 — Zytologisch-entwicklungsgeschichtliche Studien über *Galaxaura*, eine diplobiontische Nemalionales-Gattung. *Nova Acta Regiae Soc. Sci. Upsal.*, ser. IV. 13 : 1-154.
- VAN DER MEER J.P., 1981 — The life history of *Halosaccion ramentaceum*. *Canad. J. Bot.* 59 (4) : 433-436.
- VAN DER MEER J.P. et TODD E.R., 1980 — The life history of *Palmaria palmata* in culture. A new type for the Rhodophyta. *Canad. J. Bot.* 58 (11) : 1250-1256.
- WEST J.A., 1969 — The life histories of *Rhodochorton purpureum* and *R. tenue* in culture. *J. Phycol.* 5 : 12-21.
- WESTBROOK M.A., 1928 — Contribution to the cytology of tetrasporic plants of *Rhodymenia palmata* and some other Florideae. *Ann. Bot. London*, 42 : 149-172.